动　物　学　研　究　2010，Aug. 31(4): 446−452　　CN 53-1040/Q　ISSN 0254-5853
Zoological Research　　DOI：10.3724/SP.J.1141.2010.04446

候鸟迁徙过程中“雄性早现”的六种假说及未来研究热点

惠　鑫，马志军*

(复旦大学 生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室,长江河口湿地生态系统野外科学观测研究站, 上海　200433)

摘要：“雄性早现” (protandry) 是指雄性相对于雌性更早进入繁殖状态或更早到达繁殖地的现象。该文针对候鸟的雄性比雌性在春季时更早到达繁殖地这一现象，介绍了雄性早现的 6 种假说，即等级优势 (rank advantage) 假说、敏感性 (susceptibility) 假说、限制性 (constraint) 假说、交配机会 (mate opportunity) 假说、等待代价 (waiting cost) 假说和配偶选择 (mate choice) 假说，并通过近年来的研究证据阐述了上述假说对解释候鸟雄性早现的适用性。此外，对鸟类雄性早现未来研究中可能的热点问题做了展望。

关键词: 雌性；雄性；雄性早现；候鸟；迁徙；到达日期
中图分类号：Q958.13；Q959.708　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：0254-5853-(2010)04-0446-07

Six Hypotheses of Protandry in Migratory Birds and Study Hotspots in the Future

HUI Xin, MA Zhi-Jun*

(*Coastal Ecosystems Research Station of the Yangtze River Estuary, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai*　200433，*China*)

Abstract: Protandry refers the earlier arrival at breeding sites or reproductive stages of males than females. Focusing on the general phenomenon of males arriving at breeding sites earlier than females in migratory birds, we introduced six hypotheses for explaining the protandrous arrival, including rank advantage, susceptibility, constraint, mate opportunity, waiting cost, and mate choice hypothesis. We also discussed the applicability of these hypotheses to explain the protandry in migratory birds. In addition, we put forward the issues which might be important in the future research, including 1) occurrences of protandry in species of sexually homomorphism, 2) effects of global warming on protandry, and 3) effects of intrasexual competition on protandry.

Key words: Female；Male；Protandry；Migratory birds；Migration；Arrival data

“雄性早现” (protandry) 是指雄性个体相对于雌性个体更早进入繁殖状态或更早到达繁殖地的现象(Wiklund & Fagerström, 1977; Morbey & Ydenberg, 2001)。这种现象在许多动物类群都会发生，例如线虫(Grewal et al, 1993)、节肢动物(Botterweg 1982; Thornhill & Alock, 1983; Muralimohan & Srinivasa, 2008)、鱼类 (Quinn & Unwin, 1993; Morbey, 2000)、两栖类 (Semlitsch 1985; Semlitsch et al, 1993)、爬行类 (Weatherhead & Hoysak, 1989；Olsson & Madsen，1996)、鸟类(Francis & Cooke, 1986, 1990; Moore et al, 1990; Otahal, 1995) 和哺乳类 (Michener, 1983, 1984; Iason, 1989) 等。雄性早现常用不同时期种群性比的变化表示，如果繁殖早期在繁殖地或者迁徙停歇地的雄性个体所占比例高于雌性个体，则意味着出现雄性早现 (Dierschke et al, 2005)。

在春季迁徙季节，许多候鸟的雄性个体相对雌性个体更早到达繁殖地，表现出雄性早现 (Morbey & Ydenberg, 2001; Rubolini et al, 2004; Kokko et al, 2006)。早期候鸟雄性早现的研究多为描述性的，针对其发生机制方面的研究较少，且受关注程度远低于节肢动物与鱼类(Morbey, 2000; Morbey & Ydenberg, 2001)。近年来，许多学者提出一些假说来解释候鸟的雄性早现，并开展相关实验对这些假

收稿日期：2010-03-08；接受日期：2010-06-25
基金项目：国家自然科学基金资助项目(30670269)
*通讯作者(Corresponding author)，E-mail: zhijunm@fudan.edu.cn

说进行验证 (Forstmeier, 2002; Kokko et al, 2006)。研究候鸟雄性早现有助于加深对鸟类迁徙机制的理解，特别是在全球变暖的背景下，研究雄性早现对探讨候鸟的适应对策和全球变暖的生物学效应具有重要意义。

我国是候鸟资源丰富的国家。近 20 多年来，通过鸟类环志等手段，对候鸟的迁徙路线、迁徙规律等已有了较好的了解 (Zhang & Yang，1997)。然而，关于候鸟两性个体迁徙时间差异的报道很少。本文对前期的研究成果进行了归纳和总结，介绍了候鸟雄性早现形成的机制及相应的实验证据，并提出了该领域有待解决的问题和今后可能的研究方向。

1　候鸟雄性早现形成的假说及验证

根据选择压力的作用对象，可将鸟类雄性早现的假说归为间接选择假说与直接选择假说两大类。间接选择假说认为，选择压力作用于单一性别之内，包括等级优势 (rank advantage) 假说、敏感性 (susceptibility) 假说与限制性 (constraint) 假说；直接选择假说认为，选择压力同时作用于雌雄两性个体，从而使两性个体在到达繁殖地的时间上存在一定的权衡，包括交配机会 (mate opportunity) 假说、等待代价 (waiting cost)假说与配偶选择 (mate choice) 假说 (表 1)。

1.1　等级优势假说及其验证

等级优势假说是 Ketterson & Nolan (1976) 根据候鸟的雄性个体在繁殖期所表现的领域行为而提出的。该假说认为，较早到达繁殖地的雄性个体能够占领高质量的领域，从而获得较高的繁殖成功率(Ketterson & Nolan, 1976; Myers, 1981)。按照该假说，性别角色颠倒 (sex-role reversed) 的类群则可能出现雌性早现 (Morbey & Ydenberg, 2001)。

表 1 候鸟雄性早现的假说
Tab. 1　Hypotheses of protandry in migratory birds

选择方式 Selective pattern	假说 Hypothesis	选择压力 Selective causation	验证的主要鸟类类群 Tested major bird groups
间接选择 Indirect selection	等级优势 Rank advantage	作用于有领域行为的一方 (常为雄性)，使其通过早到繁殖地而占据高质量领域并获得优势	一雄多雌制的鸟类，有领域行为的鸟类
	敏感性 Susceptibility	雌性受到的选择压力更大，使雌性晚到达繁殖地以规避繁殖地恶劣气候而导致的高死亡率	雄性体型大于雌性的鸟类
	限制性 Constraint	受与到达繁殖地早晚相关的因素影响，如越冬地纬度、开始迁徙日期、迁徙速率等	雄性越冬地比雌性更靠近繁殖地的鸟类，雄性比雌性更早开始迁徙的鸟类
直接选择 Direct selection	交配机会 Mate opportunity	选择压力作用于雄性个体，早到达繁殖地的雄性可获得更多交配机会	具婚外交配行为的鸟类
	等待代价 Waiting cost	选择压力作用于雌性，降低雌性在繁殖地等待雄性的代价	目前缺乏支持证据
	配偶选择 Mate choice	选择压力作用于雌性，雌性较晚到达繁殖地，作为交配前对雄性质量的评估	目前缺乏支持证据

大量研究表明，雄性鸟类在繁殖期通过较早到达繁殖地来占据高质量的领域 (Brooke, 1979; Arvidsson & Neergaard, 1991; Currie et al, 2000)。这种现象在多配偶制的鸟类中最为明显，并最终导致一些个体可以获得多个配偶，而一些个体无法获得配偶 (Hasselquist, 1998)。从繁殖期有领域行为和无领域行为的鸟类的两性个体在到达繁殖地时间早晚的差异上看，在有领域行为的鸟类中，占据领域的一方 (多为雄性) 通常比另一方 (多为雌性) 更早到达繁殖地 (Myers, 1981; Oring & Lank, 1982; Francis & Cooke, 1986)；而大部分无领域行为鸟类的雌雄个体则同时到达繁殖地，如雪雁，*Chen caerulescens* (Cooke et al, 1975)、蓝头黑鹂，*Euphagus cyanocephblus* (Orians, 1980)、三趾鹬，*Calidris alba* (Myers, 1981)。这也间接支持了等级优势假说。另外，Kokko (1999) 利用模型研究提早到达繁殖地的候鸟个体间的竞争，也证实了对高质量领域的竞争是导致雄性早现的主要因素。

尽管目前普遍接受早到达繁殖地有助于占据

高质量的领域，不同鸟类的同性别个体在占据高质量领域方面所采取的策略有所不同。大部分研究表明，与到达繁殖地较晚的同性别个体相比，较早到达的个体在鸣唱 (Arvidsson & Neergaard, 1991; Lampe & Epsmark, 1994)、繁殖羽特征 (Slagsvold & Lifjeld, 1988; Ninni et al, 2004) 等方面常表现出更具吸引力的性信号 (sexual signal)。Møller (1994)的研究表明，欧洲的家燕 (*Hirundo rustica*) 种群中，第二性征明显的雄性比第二性征不明显的雄性早到达繁殖地并早开始繁殖，从而繁殖出更多的后代。但 Forstemier (2002) 对褐柳莺 (*Phylloscopus fuscatus*) 的研究发现，由于体型较小的雄性个体在与体型较大的雄性个体进行资源竞争时处于劣势，进而倾向于更早到达繁殖地以优先占据高质量的领域从而获得优势。而体型较大的雄性个体则会利用其竞争优势来抢夺体型较小鸟类已占据的高质量领域。

然而，等级优势假说未能进一步考虑雄性相对雌性早到达繁殖地所付出的代价与获得的收益之间的关系 (Morbey & Ydenberg, 2001)。另外，一些无领域行为的鸟类也存在两性个体在到达繁殖地的时间上的差异，如红颈瓣蹼鹬(*Phalaropus lobatus*)和细嘴瓣蹼鹬(*Steganopus tricolor*) (Reynolds et al, 1986)。这是等级优势假说无法解释的。

1.2 敏感性假说及其验证

敏感性假说最早见于 Ketterson & Nolan (1976) 对暗眼灯草鹀 (*Junco hyemalis*) 越冬种群分布与气候关系的研究。他们认为，如果雄性个体对繁殖地恶劣环境的耐受程度高于雌性个体，则可能出现雄性早现。例如，如果同种鸟类雄性个体的体型大于雌性个体，雄性个体则能够较好地抵御恶劣气候条件的不利影响 (Ketterson & Nolan, 1983; Francis & Cooke, 1986; Møller, 1994)。雄性早现的程度取决于两性个体对恶劣环境耐受程度的差异。两性个体耐受程度的差异越大，雄性早现的程度则越高。与雄性早现的发生相类似，如果雄性个体对环境的敏感性高于雌性个体，那么可能会出现雌性早现现象 (Morbey & Ydenberg, 2001)。

敏感性假说在一些鸟类的研究中获得了直接或间接的支持证据。Møller (2004) 对家燕的研究表明，雄性早现的程度与繁殖地的气候恶劣程度相关，当繁殖地的气候条件较恶劣时，雄性早现的程度降低；Kissner et al (2003) 对 30 种雀形目鸟类的研究发现，雄性早现的程度随着两性个体的体型差异的增加而增加。另外，Reynolds et al (1986) 的研究发现，性别角色颠倒的红颈瓣蹼鹬 (*Phalaropus lobatus*) 雌性早现的程度与迁徙早期所出现的恶劣气候的天数呈负相关。

然而，尽管某些鸟类的雄性体型小于雌性，如黑腹滨鹬，*Calidris alpina* (Holmes, 1966)、高跷鹬, *Micropalama himantopus* (Jehl, 1973)、褐柳莺，*Phylloscopus fuscatus* (Forstemier, 2002)，或者雌雄个体体型相似，如莺类 (Francis & Cooke, 1986)，但同样发生雄性早现。作者对春季迁徙期经过我国东部沿海地区 (长江口和渤海湾) 的鸻鹬类两性个体的迁徙时间顺序的比较表明，红腹滨鹬 (*Calidris canutus*)、红颈滨鹬 (*Calidris ruficollis*)、黑腹滨鹬、尖尾滨鹬 (*Calidris acuminata*)、弯嘴滨鹬 (*Calidris ferruginea*)、翘嘴鹬 (*Xenus cinereus*)、斑尾塍鹬 (*Limosa lapponica*) 和三趾鹬 (*Calidris alba*) 等 8 种鸟类在春季迁徙季节均表现出明显的雄性早现 (Hui et al, 未发表结果)。鸻鹬类为两性同形类群，并且大部分种类的雌鸟稍大于雄鸟 (尖尾滨鹬的雄性个体大于雌性个体) (Székely et al, 2000)。因此，敏感性假说并不适用于解释这些候鸟的雄性早现。

1.3 限制性假说及其验证

限制性假说最早见于 Gauthreaux (1978) 的研究。他认为，候鸟雄性早现的发生取决于影响两性个体到达繁殖地时间的一些限制因子。这些限制因子包括两性个体的越冬地纬度分布 (Ketterson & Nolan, 1983; Komar et al, 2005)、越冬地质量 (Terril & Berthold, 1989)、离开越冬地的时间 (Moore et al, 1990; Wood, 1992; Marra et al, 1998)、迁徙速度 (Chandler & Mulvihill, 1990; Swanson et al, 1999)、在迁徙停歇地的停留时间 (Otahal, 1995) 等。例如，一些候鸟两性个体的越冬地分布具有纬度差异，大部分雄鸟的越冬地比雌鸟更加靠近繁殖地 (Cristol et al, 1999)，如果雄鸟与雌鸟开始迁徙时间以及迁徙速率都相同，即会产生雄性早现。

限制性假说在候鸟的研究中获得了大量证据支持。例如，Ketterson & Nolan (1976, 1983) 对发生雄性早现的暗眼灯草鹀的研究表明，雄鸟比雌鸟的越冬地更靠近繁殖地；Catry et al (2004) 对欧亚鸲 (*Erithacus rubecula*) 的研究表明，不仅雄鸟较雌鸟越冬地的分布纬度更靠近繁殖地，而且雄鸟比雌鸟更早离开越冬地；Dierschke et al (2005) 发现穗鵖

(*Oenanthe oenanthe*) 雌鸟在迁徙停歇地的停留时间比雄鸟更长是导致雄性早现的原因；Komar et al (2005) 对在墨西哥越冬的 45 种候鸟的研究表明，大部分种类的雄鸟比雌鸟越冬地更靠近繁殖地。

1.4　交配机会假说及其验证

交配机会假说最早由 Wiklund & Fagerström (1977) 在对昆虫雄性早现的研究中提出的，Reynolds et al (1986) 通过对红颈瓣蹼鹬与细嘴瓣蹼鹬 (*Steganopus tricolor*) 繁殖生物学研究，指出该假说适用于解释候鸟两性个体到达繁殖地的时间差异。交配机会假说认为，雄性通过较早到达繁殖地，提高了遇见配偶的机会，并可能提高婚外交配的几率，最终提高繁殖成功率 (Reynolds et al, 1986; Huyvaert et al, 2006)。另外，如果雌性在一个繁殖季节能够多次繁殖 (如一雌多雄制)，则可能出现雌性早现 (Morbey & Ydenberg, 2001)；对无领域行为的鸟类而言，雌鸟更有可能早到繁殖地，以争取更多的交配机会 (Huyvaert et al, 2006)。

近年来的研究发现，很多鸟类具有婚外交配现象。这使得交配机会假说得到越来越多的支持证据。例如，Huyvaert et al (2006) 发现加岛信天翁 (*Phoebastria irrorata*) 雄鸟到达繁殖地的时间越早，发生婚外交配的几率越高；Coppack et al (2006) 对 5 种迁徙鸣禽的研究表明，鸟类的雄性早现程度与婚外交配的发生几率呈正相关；Rubolini et al (2004) 对 21 种在非洲撒哈拉沙漠以南区域越冬的单配偶婚配制度候鸟的两性个体迁徙时间与生物学特征的比较表明，增加交配机会是这些候鸟发生雄性早现的最重要原因。另外，Tøttrup & Thorup (2008) 对北欧鸣禽的研究、Cooper et al (2009) 对美洲食蜂鹟 (*Tyrannus tyrannas*) 的研究以及 Møller et al (2009) 对家燕的研究结果也都支持交配机会假说。

值得注意的是，Morbey & Ydenberg (2001) 曾引用 Kokko (1999) 的雄性早现进化模型作为支持等级优势假说的证据。然而，Kokko et al (2006) 认为，上述模型只包含了单一性别内 (通常为雄性) 的竞争，而未考虑雌雄两性在到达繁殖地时间上的差异。Kokko et al (2006) 对该模型进行了修正，并根据修正的模型提出交配机会假说是鸟类雄性早现的惟一解释。

1.5　等待代价假说及其验证

该假说最早由 Fagerström & Wiklund (1982) 在对蝴蝶交配策略的研究中提出。他们认为，如果雌性必须等待雄性建立领域后才开始繁殖活动，那么雌性可能会选择延迟到达繁殖地，以降低它们在繁殖地等待雄性所付出的代价 (Fagerström & Wiklund, 1982)。雌性等待的代价越大，雄性早现的程度越高。Francis & Cooke (1990) 在对玫胸白翅斑雀 (*Pheucticus ludovicianus*) 春季差异性迁徙的研究中提出，等待代价假说也适应于鸟类，延迟到达繁殖地的雌性可以从减小等待代价中获益，从而导致雄性早现的发生。事实上，雌性通过晚到达繁殖地而获得优势，是因为在很大程度上，雌性是在竞争有领域行为的雄性个体，而雄性个体的数量在迁徙期随时间推移而逐渐增加。该假说是从雌性的角度来解释雄性早现的产生原因。但目前该假说在鸟类雄性早现的研究方面还没有直接的证据支持。

1.6　配偶选择假说及其验证

配偶选择假说也是从雌性的角度来解释雄性早现的产生原因。该假说认为，雌性倾向于选择存活时间较长的高质量雄性作为配偶 (Wang et al, 1990; Wedell, 1992)。根据这个假说，如果雌性通过对雄性保卫领域的时间长短来对雄性的寿命以及身体条件进行评价，那么雄性早现能够增加雄性被雌性选择作为配偶的机会。雄性早现的程度取决于雄性早到达繁殖地所获得的收益与等待雌性所付出的代价之间的权衡。Kokko et al (1999) 对黑琴鸡 (*Tetrao tetrix*) 的研究证实，雌鸟能够通过雄鸟在求偶场的位置以及求偶表现来选择高质量的雄性个体。Dunn & Cockburn (1999) 的研究发现，雌性华丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 可以通过雄性换羽时间的早晚来区分其质量，并选择与高质量的雄性交配，间接支持了配偶选择假说。但目前有关配偶选择假说在候鸟雄性早现的研究方面还缺乏证据支持。

2　未来可能的研究热点

2.1　两性同形鸟类的雄性早现研究

尽管在候鸟雄性早现的研究方面已经开展了大量的研究工作，但目前研究对象集中于在野外可直接进行性别鉴定的两性异形鸟类 (Rubolini et al, 2004; Rainio et al, 2007)。这些鸟类的两性个体在体型大小、体羽颜色等方面的特征差异明显，这些特征可能成为影响雄性早现是否发生以及发生程度的主要因素。长期以来，受到性别鉴定方法的限制，

两性同形鸟类的雄性早现发生情况我们还缺乏了解 (Edwards & Forbes, 2007)。近年来，鸟类性别鉴定引物的开发 (Ellegren & Sheldon, 1997; Griffiths et al, 1998; Bantock et al, 2008; Wang & Zhang, 2009)使得通过分子手段鉴定鸟类性别成为可能。因而，结合繁殖地、越冬地与迁徙停歇地的种群特征以及迁徙策略，探讨两性同形候鸟的雄性早现发生情况，将为全面了解候鸟雄性早现的形成及其机制提供重要补充。

2.2 全球变暖对候鸟雄性早现的影响

敏感性假说认为，雄性早现的程度取决于两性个体对恶劣环境耐受程度的差异。随着近年来的全球变暖，很多鸟类在春季迁徙期更早到达繁殖地 (Walther et al, 2002; Lehikoinen et al, 2004; Parmesan, 2006)。由于两性鸟类在迁徙时间上的差异，全球变暖可能对雌雄两性鸟类的迁徙活动产生不同影响 (Rainio et al, 2007)，从而使雄性早现程度发生变化。例如，Møller (2004) 在丹麦的研究表明，气候变暖对家燕雄鸟的影响程度要大于雌鸟，从而导致雄性早现程度随全球气候变暖而增强；而 Rainio et al (2007) 对迁徙鸣禽的研究以及 Tøttrup & Thorup (2008) 对北欧鸣禽 22 年来的环志数据的分析都表明气候变暖对两性鸟类的作用相同，鸟类雄性早现的程度尚未随气候变化而变化。因此，两性个体对气候变暖的响应可能因种而异 (Rubolini et al, 2007)。结合不同鸟类类群的生物学和生态学特征，分析气候变化对不同鸟类雄性早现的影响，有助于进一步了解全球变暖的生物学效应。

2.3 同性个体竞争对雄性早现的影响

尽管候鸟雄性早现的发生及其程度取决于两性个体在到达繁殖地时间上的差异，但同性个体在到达繁殖地的时间差异也影响着雄性早现的发生 (Møller et al, 2009)。与雌性个体相比，雄性个体通常具有领域行为，它们到达繁殖地的时间受到较稳定的选择压力 (Holzapfel & Bradshaw, 2002)。因此，研究雄性个体间的竞争有助于了解雄性早现的发生情况。另外，不同性别鸟类到达繁殖地的时间不仅与外界环境的选择压力有关，而且与配偶到达繁殖地的时间密切相关 (Møller et al, 2009)。因此，研究雌性个体在迁徙和到达繁殖地时间上的差异也有助于了解雄性早现的发生情况。

3 小 结

雄性早现是动物中较为常见一种现象，在众多的无脊椎动物和脊椎动物类群中都有发现。近年研究表明，许多候鸟类群表现出雄性早现 (Francis & Cooke, 1986, 1990; Moore et al, 1990; Otahal, 1995)。目前用于解释鸟类雄性早现的 6 种假说中，被大多数学者所接受的为等级优势假说 (Ketterson & Nolan, 1976；Kokko, 1999; Forstemier, 2002) 与交配机会假说 (Reynolds et al, 1986; Rubolini et al, 2004; Kokko et al, 2006)。Morbey & Ydenberg (2001) 曾认为支持等级优势假说的证据最为充分，但近年来更多的研究结果支持交配机会假说 (Rubolini et al, 2004; Kokko et al, 2006; Møller et al, 2009)。由于等待代价与配偶选择假说在鸟类的研究中缺乏更多直接证据支持，一些学者认为，直接选择假说中只有交配机会假说适用于鸟类 (Morbey & Ydenberg, 2001)。

另外，由于不同鸟类在生物学和生态学特征上的差异，雄性早现的发生机理可能各不相同，单一假说无法在所有鸟类中得到验证。然而，不同假说并非完全独立或相互排斥的，结合两个或者更多的假说往往可以更好地解释鸟类的雄性早现。例如，如果雄性个体占据高质量的领域可以帮助其获得更多的配偶，那么等级优势假说与交配机会假说可能同时起作用 (Reynolds et al, 1986)。此外，敏感性假说和等级优势假说也存在一定关联。很多研究表明，高质量的雄性个体能够更好地适应繁殖早期恶劣的气候条件，它们较早到达繁殖地并占领高质量的领域，因此可获得等级优势并拥有较高的繁殖成功率 (Møller, 1994, 2004; Potti, 1998; Gil & Slater, 2000; Møller et al, 2003)，这同时支持了敏感性假说和等级优势假说。

致谢：感谢复旦大学生命科学学院的崔军、干晓静、聂明、李杨、郑思等人在本文撰写和修改过程中所提出的建议和帮助。

参考文献：

Arvidsson BL, Neergaard R. 1991. Mate choice in the willow warbler: A field experiment [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **29**: 225-229.

Bantock TM, Prys-Jones RP, Lee PL. 2008. New and improved molecular sexing methods for museum bird specimens [J]. *Mol Ecol Resour*, **8**:

519-528.
Brooke M de L. 1979. Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*) [J]. *J Anim Ecol*, **48:** 21-32.
Catry P, Campos A, Almada V, Cresswell W. 2004. Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age, and size [J]. *J Avian Biol*, **35**: 204-209.
Chandler CR, Mulvihill RS. 1990. Interpreting differential timing of capture of sex classes during spring migration [J]. *J Field Ornithol*, **61**: 85-89.
Cooke F, MacInnes CD, Prevett JP. 1975. Gene flow between breeding population of lesser snow geese [J]. *Auk*, **92**: 493-510.
Cooper NW, Murphy MT, Redmond LJ. 2009. Age- and sex-dependent spring arrival dates of Eastern Kingbirds [J]. *J Field Ornithol*, **80**: 35-41.
Coppack T, TØttrup AP, Spottiswoode C. 2006. Degree of protandry reflects level of extra-pair paternity in migratory songbirds [J]. *J Ornithol*, **147**: 260-265.
Cristol DA, Baker MB, Carbone C. 1999. Differential migration revisited: Latitudinal segregation by age and sex class [J]. *Curr Ornithol*, **15**: 33-88.
Currie D, Thompson DBA, Burke T. 2000. Patterns of territory settlement and consequences for breeding success in the Wheatear *Oenanthe oenanthe* [J]. *Ibis*, **142**: 389-398.
Dierschke V, Mendel B, Schmaljohann H. 2005. Differential spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: hurried males or weak females [J] *Behav Ecol Sociobiol*, **57**: 470-480.
Dunn PO, Cockburn A. 1999. Extrapair mate choice and honest signaling in cooperatively breeding superb fairy-wrens [J]. *Evolution*, **53**: 938-946.
Edwards DB, Forbes MR. 2007. Absence of protandry in the spring migration of a population of Song Sparrows *Melospiza melodia* [J]. *Ibis*, **149**: 715-720.
Ellegren H, Sheldon BC. 1997. New tools for sex identification and the study of sex allocation in birds [J]. *Trends Ecol Evol*, **12**: 255-259.
Fagerström T, Wiklund C. 1982. Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies [J]. *Oecologia*, **52**: 164-166.
Forstmeier W. 2002. Benefits of early arrival at breeding grounds vary between male [J]. *J Anim Ecol*, **71**: 1-9.
Francis CM, Cooke F. 1986. Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae) [J]. *Auk*, **103**: 548-556.
Francis CM, Cooke F. 1990. Differential timing of spring migration in rose-breasted grosbeaks [J]. *J Field Ornithol*, **61**: 404-412.
Gauthreaux SA Jr. 1978. The ecological significance of behavioral dominance [M]// Bateson PPG, Klopfer PH. Perspectives in Ethology. New York: Plenum Press, 17-54.
Grewal PS, Selvan S, Lewis EE, Gaugler R. 1993. Male insect-parasitic nematodes: A colonizing sex [J]. *Experientia*, **49**: 605 -608.
Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG. 1998. A DNA test to sex most birds [J]. *Mol Ecol*, **7**: 1071-1075.
Gil D, Slater PJB. 2000. Multiple song characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): Correlations with female choice and offspring viability [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **47**: 319-326.
Hasselquist D. 1998. Polygyny in great reed warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness [J]. *Ecology*, **79**: 2376-2390.
Holmes RT. 1966. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-necked phalaropes [J]. *Ibis*, **113**: 335-348.
Holzapfel CM, Bradshaw WE. 2002. Protandry: The relationship between emergence time male fitness in the pitcher-plant mosquito [J]. *Ecology*, **83**: 607-611.
Huyvaert KP, Anderson DJ, Parker PG. 2006. Mate opportunity hypothesis and extrapair paternity in waved albatrosses (*Phoebastria irrorata*) [J]. *Auk*, **123**: 524-536.
Iason GR. 1989. Growth and mortality in mountain hares: The effect of sex and date of birth [J]. *Oecologia*, **81**: 540-546.
Jehl JR. 1973. Breeding biology and systematic relationships of the stilt sandpiper [J]. *Wilson Bull*, **85**: 115-147.
Ketterson ED, Nolan V Jr. 1976. Geographic variation and its climatic correlates in the sex ration of eastern-wintering Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis hyemalis*) [J]. *Ecology*, **57**: 679-693.
Ketterson ED, Nolan VJr. 1983. The evolution of differential bird migration [J]. *Curr Ornithol*, **1**: 357-402.
Kissner KJ, Weatherhead PJ, Francis CM. 2003. Sexual size dimorphism and timing of spring migration in birds [J]. *J Evol Biol*, **16**: 154-162.
Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory bird [J]. *J Anim Ecol*, **68:** 940-950.
Kokko H, Gunnarsson TG, Morrell LJ, Gill JA. 2006. Why do female migratory birds arrive later than males [J]. *J Anim Ecol*, **75**: 1293-1303.
Kokko H, Rintamäki PT, Alatalo RV, Höglund J, Karvonen E, Lundberg A. 1999. Female choice selects for lifetime lekking performance in black grouse males [J]. *Proc R Soc London B*, **226:** 2109-2115.
Komar O, O'Shea BJ, Peterson T, Navarro-Siguenza AG. 2005. Evidence of latitudinal sexual segregation among migratory birds wintering in Mexico [J]. *Auk*, **122**: 938-948.
Lampe HM, Epsmark YO. 1994. Song structure reflects male quality of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* [J]. *Anim Behav*, **47**: 869-876.
Lehikoinen E, Sparks TH, Zalakevicius M. 2004. Arrival and departure dates [M] //Møller AP, Fiedler W, Berthold P . Effects of Climatic Change on Birds. London: Academic Press.
Marra PP, Hobson KA, Holmes RT. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes [J]. *Science*, **282**: 1884-1886.
Michener GR. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: Why do males emerge from hibernation before females [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **14**: 29-38.
Michener GR. 1984. Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: Implications for sociality [M]//Murie JO, Michener GR, Lincoln NE. The Biology of Ground-Dwelling Squirrels: Annual Cycles, Behav Ecol, and Sociality. Lincoln: University of Nebraska Press, 79-107.
Møller AP. 1994. Sexual Selection and the Barn Swallow [M]. Oxford: Oxford University Press.
Møller AP. 2004. Protandry, sexual selection and climate change [J]. *Glob Chang Biol*, **10**: 2028-2035.
Møller AP, Balbontin J, Cuervo JJ, Hermosell IG, del Lope F. 2009. Individual differences in protandry, sexual selection, and fitness [J]. *Behav Ecol*, **20**: 433-440.
Moore FR, Kerlinger P, Simons TR. 1990. Stopover on a gulf coast barrier island by spring trans-gulf migrants [J]. *Wilson Bull*, **102**: 487-500.
Morbey YE. 2000. Protandry in Pacific salmon [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, **57**: 1252-1257.
Morbey YE, Ydenberg RC. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review [J]. *Ecol Lett*, **4**: 663-673.
Muralimohan K, Srinivasa YB. 2008. Occurrence of protandry in an aseasonal multivoltine moth: Implications for body-size evolution [J]. *Curr Sci*, **94**: 513-518.
Myers JP. 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds [J]. *Can J Zool*, **19**: 1527-1534.
Ninni P, de Lope F, Saino N, Haussy C, Møller AP. 2004. Antioxidants and condition-dependence of arrival date in a migratory passerine [J]. *Oikos*, **105**: 55-64.
Olsson M, Madsen T. 1996. Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizard (*Lacerta agilis*) [J]. *Copeia*, **1996**: 462-464.

Orians GH. 1980. Some Adaptations of Marsh-nesting Blackbirds [M]. Princeton: Princeton University Press.

Oring LW, Lank DB. 1982. Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous spotted sandpiper [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **10**: 185-191.

Otahal CD. 1995. Sexual differences in Wilson's warbler migration [J]. *J Field Ornithol*, **113**: 173-184.

Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, **37**: 637-669.

Potti J. 1998. Arrival time from spring migration in male pied flycatcher: individual consistency and familial resemblance [J]. *Condor*, **100**: 702-708.

Quinn TP, Unwin MJ. 1993. Variation in life history patterns among New Zealand chinook salmon (*Oncorhynchus nerka*) under varying operational sex ratios [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, **50**: 1414-1421.

Rainio K, TØttrup AP, Lehikoinen E, Coppack T. 2007. Effects of climate change on the degree of protandry in migratory songbirds [J]. *Clim Res*, **35**: 107-114.

Reynolds JD, Colwell MA, Cooke F. 1986. Sexual selection and spring arrival times of red-necked and Wilson's phalaropes [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **18**: 303-310.

Rubolini D, Spina F, Saion N. 2004. Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds [J]. *Behav Ecol*, **15**: 592-601.

Rubolini D, Møller AP, Rainio K, Lehikoinen E. 2007. Intra-specific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species [J]. *Clim Res*, **35**: 135-146.

Semlitsch RD. 1985. Analysis of climatic factors influencing migrations of the salamander *Ambystoma talpoideum* [J]. *Copia*, **1985**: 477-489.

Semlitsch RD, Scott DE, Pechmann JHK, Gibbons JW. 1993. Phenotypic variation in the arrival time of breeding salamanders: individual repeatability and environmental influences [J]. *J Anim Ecol*, **62**: 334-340.

Slagsvold T, Lifjeld JT. 1988. Plumage color and sexual selection in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* [J]. *Anim Behav*, **36**: 395-407.

Spottiswoode CN, TØttrup AP, Coppack T. 2006. Sexual selection predicts advancement of avian spring migration in response to climate change [J]. *Proc R Soc Biol*, **273**: 3023-3029.

Swanson DL, Liknes ET, Dean KL. 1999. Differences in migratory timing and energetic condition among sex/age classes in migrant ruby-crowned kinglets [J]. *Wilson Bull*, **111**: 61-69.

Székely T, Reynolds JD, Figuerola J. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection [J]. *Evolution*, **54**: 1404-1413.

Terril SB, Berthold P. 1989. Experimental evidence for endogenously programmed differential migration in the blackcap (*Sylvia atricapilla*) [J]. *Cell Mol Life Sci*, **45**: 207-209.

Tøttrup AP, Thorup K. 2008. Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations [J]. *J Ornithol*, **149**: 161-167.

Thornhill R, Alcock J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems [M]. Cambridge: Harvard University Press.

Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change [J]. *Nature*, **416**: 389-395.

Wang GY, Greenfield MD, Shelly TE. 1990. Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **27**: 191-198.

Wang N, Zhang ZW. 2009. The novel primers for sex identification in the brown eared-pheasant and their application to other species [J]. *Mol Ecol Resour*, **9**: 186-188.

Weatherhead PJ, Hoysak DJ. 1989. Spatial and activity patterns of black rat snakes (*Elaphe obsolete*) from radiotelemetry and recapture data [J]. *Can J Zool*, **67**: 463-468.

Wedell N. 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Dectitus verrucivorus* (Ort: Tettigonidae) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **31**: 301-308.

Wiklund C, Fagerström T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies [J]. *Oecologia*, **31**: 153-158.

Zhang FY, Yang RL. 1997. Bird Migration Research of China [M]. Beijing, China Forestry Publishing House. [张孚允, 杨若莉. 1997. 中国鸟类迁徙研究. 北京: 中国林业出版社.]